Revue suisse de Zoologie, 101 (4) : 875-886; décembre 1994

Ökologie zwischen Gestern und Morgen *

Paul SCHMID-HEMPEL
Experimentelle Ökologie
ETH-Zentrum, NW, CH-8092 Zürich, Schweiz.

Ecology between yesterday and tomorrow. – A short and selective overview over ecology during the past 100 years is given. Swiss ecologist have contributed to the field particulary around the founding years of the Swiss Zoological Society. Botanist were among the earliest to develop ecology, followed by zoologists and theoreticians only in the 1920's. A recurring theme is the role of evolution in ecology which has repeatedly sparked discussions and ultimately lead to evolutionary and behavioural ecology. The dichotomy between holistic and reductionist approaches has also characterized ecology in the past 100 years and seems not yet resolved. Current and future developments will include numerical ecology made possible by the rapidly increasing computer power, and the introduction of molecular methods that will allow to merge population and evolutionary genetics with ecology.

Key-words: Ecology – Evolution – History – Switzerland.

VON DEN ANFÄNGEN

Die Beschäftigung mit den Phänomenen der umgebenden Natur ist so alt wie die Menschheitsgeschichte. Dies belegen die Zeichnungen und Malereien, welche etwa in der Höhle von Lascaux gefunden wurden und verschiedene Tiere darstellen. Ihr Alter wird auf 10'-20'000 Jahre geschätzt. Es ist sicher, dass diese Tiere als Beuten der Jäger eine besondere Bedeutung im Leben des vorzeitlichen Menschen hatten. Der Jagderfolg muss für das Überleben und Gedeihen der lokalen Gruppe und ihrer Mitglieder entscheidend gewesen sein. In einem gewissen Sinne waren erfolgreiche Jäger auch gute Ökologen, indem sie die Wanderungen, die Bestände und die Gewohnheiten des Wildes kennen und vorhersehen mussten, was zwangsläufig ein Verstehen der natürlichen Vorgänge bedeutet. Obwohl das Weltbild des vorzeitlichen Jägers sehr verschieden von demjenigen des aufgeklärten 20. Jahrhunderts ist, so dürfen wir doch feststellen, dass es auch heute noch im wesentlichen die gleichen Fragen sind, welche die moderne biologische Ökologie beschäftigt — nämlich die Ursachen für das Vorkommen und die Verbreitung von Organismen zu verstehen.

---

* Hauptvortrag gehalten an der Zoologia 94.

Damit ist bereits eine Definition des Fachgebiets gegeben, wie sie zum Beispiel Charles KREBS (1985) verwendet: Ökologie als die (experimentelle) Analyse der Verteilung und Abundanz von Organismen. Die Umschreibung des Fachgebietes war allerdings schon immer etwas schwierig. Doch ist heute der Begriff "Ökologie" in geradezu abenteuerlicher Weise abgewandelt, ja er ist der Inbegriff des Ganzen, des Allumfassenden geworden, wie dies im Zusammenhang mit Gaia deutlich wird. Abfallbeseitigung, das bequeme Sitzen am Arbeitsplatz, Wohnpsychologie, dies alles ist eigentlich schon "Ökologie" geworden. Nun ehrt dies zwar den Gedanken, aber es führt zu Verständigungs- und Verständnisschwierigkeiten, zu Problemstellungen die an den Erkenntnissen der biologischen Ökologie vorbeigehen und damit schliesslich zur Trivialisierung. Man tut gut sich daran zu erinnern, dass Ökologie eine biologische Wissenschaft ist und nicht etwas, was sich durch eine bestimmte Geisteshaltung definiert. Dies wird sicherlich sehr deutlich, wenn man einen Blick zurück in die Geschichte wirft. Dies soll hier in einem sehr selektiven Rahmen getan werden.

Im Altertum spielte Ökologie eine Rolle im Sinne der beschreibenden Naturgeschichte (natural history). Wie in so vielen Dingen jener Zeit war Aristoteles der herausragende Kopf; seine Einsichten und Ansichten über die belebte Natur erstaunen noch heute, wenn auch natürlich fast alles von neuem Wissen verdrängt wurde. Diese Anfänge wissenschaftlichen Denkens sind bekanntlich in der abendländischen Welt durch die nachfolgende Geschichte wieder zugeschüttet worden.

Tatsächlich hatten die Naturwissenschaften (und damit auch die "Ökologie") im Mittelalter einen schweren Stand. Unverrückbar lagen die Dinge fest, die bestmögliche Ordnung war durch den Willen des Schöpfers realisiert, wie es die Überlieferung des Wissens aus dem Altertum und die christliche Theologie gültig formulierte. Somit gab es keinen Raum für Fragen nach den natürlichen Ursachen des Geschehens. Eine Ökologie in heutigem Sinne wäre wohl Blasphemie gewesen, trotz der ungewöhnlichen Beschäftigungen des Staufen-Kaisers Friedrich II. im 13. Jahrhundert, welcher zu exakten ornithologischen Beobachtungen und experimentellen Ansätzen gelangte. Es ist bemerkenswert festzustellen, dass das praktisch anwendbare Wissen auch zu jener Zeit erlaubt und erwünscht war, schliesslich verfügte auch die Kirche über Macht und musste ihren Vorsprung an Wissen halten und mehren. Nebst allen anderen Betrachtungen, sollte diese historische Erfahrung nicht übersehen werden, speziell in unserer heutigen Zeit des Anspruchs auf rasche Umsetzbarkeit von Wissen und der Brandmarkung von Grundlagenforschung als unnötigem Luxus.

DIE ENSTEHUNGSZEIT

Alles änderte sich mit dem Lebenswerk von Charles Darwin (1809-1883). Die biologische Welt wurde veränderlich, genauso wie sie es vorher in der Geologie durch Charles Lyell (1797-1875) geworden war. Darwins Einsichten haben dabei nicht nur für die Entstehung der Arten Bedeutung. Der Ökologie (welche diesen Namen immer noch nicht hatte) wird eine fundamentale Rolle bei der Evolution zugeschrieben: Es ist die Konkurrenz unter den Individuen einer Art um Nahrung, um Zugang zu Geschlechtspartnern, um Schutz vor Raubfeinden oder zur Vermeidung von Parasiten, welche als

Motor der Evolution funktioniert und zur Divergenz der Stammeslinien führt. Der Gang der Evolution und damit die Vielfalt der belebten Welt, wie sie sich uns heute darbietet, ist demnach das Resultat ökologischer Prozesse im Zusammenspiel mit der genetischen Maschinerie, welche die Eigenschaften der Organismen bewahrt, vererbt, aber auch zu Neuem mutieren kann. G. Evelyn Hutchinson würde rund 100 Jahre später sagen: "The ecological theatre and the evolutionary play" — die Ökologie ist die Bühne auf der sich das Stück "Evolution" abspielt. Die besonderen und engen Beziehung zwischen ökologischem und evolutivem Denken sind damit festgeschrieben und werden die Ökologie im Verlauf ihrer Geschichte wiederholt beeinflussen. Ihren noch heute gültigen Namen erhielt das Gebiet im Jahre 1866 durch den eminenten deutschen Zoologen Ernst Haeckel (1834-1919), der selbst aber nie Ökologie betrieb. Obwohl die Benennung eines Gegenstands oft ein Aufblühen des Gebietes zur Folge hat, sollte es noch etwa 50 Jahre dauern, bis die Ökologie sich als erkennbares, dynamisches Gebilde etablierte.

Ausgelöst durch die Vorstellungen Darwins, sind die Jahrzehnte gegen Ende des 19. Jahrhunderts für die Entstehung der Ökologie entscheidend. In der Schweiz ist Karl Wilhelm Nägeli (1817-1891), Professor in Zürich, der an systematischen Problemen bei Pflanzen arbeitet, eine prominente Erscheinung. Er publiziert 1874 seine Untersuchungen über die Verdrängung gewisser Formen durch andere, ganz im Sinne von Darwins Konkurrenzidee. Weil die Arbeit auch etwas Mathematik enthält, wird sie von den Biologen aber nicht akzeptiert. Sie gelangt deshalb konsequenterweise in die Annalen der Mathematisch-Physikalischen Akademie zu München. Dort liegt sie fast vergessen, bis Gause sie in seinen Arbeiten von 1934 zitiert. Weitere Schritte folgen: Karl August Möbius (1825-1908) in Deutschland weist wenig später (1877) auf die engen gegenseitigen Beziehungen von Organismen hin, welche in einer Lebensgemeinschaft zusammen vorkommen. Um diese speziellen Umstände zu charakterisieren, führt Möbius den Begriff "Biozönose" ein und bezieht sich dabei auf seine Studien an Austernbänken. Als erstes Buch überhaupt, das den Begriff "Ökologie" verwendet, erscheint 1885 Hans Richters "Die Consolidation der Physiognomik als Versuch einer Ökologie der Gewächse". Erst 1893 wird das erste englischsprachige Buch mit dem Titel "Flower Ecology" von L.H. Pammel veröffentlicht. Endlich beschliesst im Jahre 1893 der einflussreiche Botanische Kongress von Amerika auf seiner Tagung in Madison, Wisconsin, den Begriff "Ökologie" für das neue Gebiet zu verwenden. Obwohl der Übervater der Biologie, Darwin, eher ein Zoologe war, ist es sicherlich kein Zufall, dass die ersten ökologischen Betrachtungen im modernen Sinne an Pflanzen oder sessilen Tieren gemacht worden sind. Sessile Organismen sind gut zu studieren und ökologische Faktoren wirken viel unmittelbarer. Die Organismen können sich ihnen nicht durch Ortsveränderungen entziehen.

Besonders zu erwähnen ist an dieser Stelle François Alphonse Forel (1841-1918) aus Morges am Genfersee, Bruder des Psychiaters und Ameisenforschers Auguste Forel. Wie viele seiner Zeit wurde Forel als Mediziner ausgebildet. Später, im Jahre 1869, beginnt er jedoch seine ökologischen Studien des Genfersee. Er realisiert, dass Gewässer in vielfacher Weise strukturiert sind, charakteristische Organismen enthalten, Stoffflüsse besitzen, kurz: ökologische Systeme sind. Mit der Publikation

seines Buches von 1892, "Lac Léman: Monographique Limnologique", leistet er nicht nur einen neuartigen Beitrag für den Genfersee, sondern begründet fast im Alleingang die neue Wissenschaft der Limnologie. Forels Einfluss reicht weit über die engen Schweizer Grenzen hinaus. Seine Arbeiten beeinflussen nicht nur Möbius' Denken und sein Konzept der Biozönose. Er beeinflusst auch die Gestaltung der "Challenger" Expedition des Jahres 1873. Damit ist vielleicht einer der bedeutendsten Beiträge der Schweizer Ökologie gerade in den Gründerjahren zu verzeichnen.

In seiner Inaugurationsrede vor der British Association 1893 definiert der neue Präsident J.S. Burdon-Sanderson die drei Teilgebiete der Biologie: Physiologie, Morphologie und Ökologie. Nicht zufällig charakterisieren diese Ereignisse aus Verschiedenen Ländern die zunehmende Dynamik in den biologischen Wissenschaften gegen Ende des letzten Jahrhunderts. Damit ging offensichtlich eine zunehmende Aufteilung des Wissensgebietes in überblickbare und abgrenzbare Teilbereiche einher. Dies trifft auch auf die taxonomische Gliederung in Zoologie und Botanik zu. Ein immanenter Konflikt zwischen Zoologie als übergreifender taxonomischer Klammer und von den Sachfragen her definierten Bereichen (wie die Ökologie) wird dadurch ebenfalls begründet. Die Auffassungen in der Ökologie werden entsprechend den untersuchten Organismen auseinandergehen. Zum Beispiel wird die Bedeutung der Konkurrenz für das Vorkommen und Verbreitung von Arten von Forschern, welche mit sessilen Organismen wie Pflanzen oder Korallen arbeiten, als eher hoch eingeschätzt. Umgekehrt wird Konkurrenz von vielen Biologen, die mit herbivoren Insekten arbeiten, als ein eher unbedeutender ökologischer Prozess angesehen.

Die Entwicklung führt zwangsläufig zu Konkretisierungen der Gebiete in Form von Fachgesellschaften. In den Jahren 1893/94 erfolgte die Gründung der Schweizerischen Zoologischen Gesellschaft, eine würdige Schöpfung, zeitgemäss und den Bemühungen in anderen Ländern ebenbürtig. Was die Ökologie angeht, so werden um die Jahrhundertwende neue Ansätze entwickelt, vor allem auf der botanischen Seite. Man erfasst jetzt ganze Pflanzengesellschaften. Dabei ist insbesondere Carl Josef Schröter (1855-1939) in Zürich zu nennen. Schröter interessierte sich besonders für die Vergesellschaftungen terrestrischer Pflanzen. Er führt die Begriffe "Synökologie" und "Autökologie" ein. Schröter zusammen mit Flahault begründen in den späten 1890er Jahren die Zurich-Montpellier Schule, welche dann nach 1915 bis 1980 vor allem durch Braun-Blanquet dominiert wurde. Die Pflanzen-Assoziation ist das primäre Augenmerk; die Individuen und Populationen sind eher sekundär. In gewisser Weise spiegelt sich dieses Denken auch in Amerika wider, als kurz nach der Jahrhundertwende (1905) Frederic E. Clements (1874-1945) seine "Research Methods in Ecology" publiziert — das erste ökologische Lehrbuch überhaupt. Ein international bedeutsames Sammelbecken dieser Ansätze der Vegetations-Kartierung wird schliesslich im Jahre 1904 in Gestalt des British Vegetation Committee gegründet. Daraus sollte wenig später die erste ökologische Gesellschaft der Welt entstehen. Ein wichtiger Meilenstein dieser Jahre sind sicherlich auch die Konkurrenzexperimente von Tansley und Marsh an *Galium*.

1911 wird eine Internationale Phytographische Exkursion durchgeführt, welche durch England und Irland führt. Sie hat sich zum Ziel gesetzt die Kenntnis der Flora zu

erweitern. Ein Gruppe von 11 Wissenschaftern macht sich auf den Weg, darunter sind die führenden Köpfe der Ökologie jener Zeit: F.E. Clements (Minneapolis), H.C. Cowles (Chicago), O. Drude und P. Graebner aus Deutschland, sowie die beiden Zürcher Carl Schröter und Eduard Rübel (1876-1960). Dies spiegelt die hervorragende Stellung der Schweizerischen Ökologie jener Tage wider. Es ist übrigens amüsant zu hören, dass die Teilnehmer vorab gewarnt wurden, die Betten in England, obwohl meist sauber, seien nicht immer bequem und die Küche lasse oft zu wünschen übrig...

Der ETH-Professor Paul Jaccard (1868-1944) stösst unterdessen auf die Schwierigkeit verschiedene Gebiete in den Alpen ökologisch miteinander vergleichen zu können. Er löst das Problem unter anderem indem er den gemeinsamen Anteil von Pflanzenarten in den beiden Arealen berücksichtigt. Die Art und Weise wie er dies tut qualifiziert Jaccard als einen der ersten quantitativen Ökologen überhaupt. Seine Arbeiten beeindrucken die internationalen Kreise derart, dass sie 1912 im New Phytologist auf Englisch nachgedruckt wurden. Dieser Ansatz wurde später, um 1910-1915, durch den Dänen Christen Raunkiaer (1860-1938) weiterentwickelt, indem das Pflanzenvorkommen in Valenzklassen erfasst wird.

Nicht immer verläuft die Entwicklung des Gebietes geradlinig. Es tönt vertraut, wenn wir hören, dass der grosse Ökologe Arthur G. Tansley (1871-1955) sich über den mediokren Stand der Ökologie äusserst besorgt zeigte. Er versucht 1905 die Probleme neu zu definieren. Insbesondere bemüht er sich, auf den wichtigen Unterschied zwischen der Aufgabe des Beschreibens von Mustern und dem Verstehen von Prozessen, welche diese Muster hervorrufen, hinzuweisen. Tansley ist auch bemüht um die Errichtung der British Ecological Society, welche am 12. April 1913 als erste ökologische Gesellschaft überhaupt gegründet wird. Er wird Präsident der neuen Vereinigung, die das Journal of Ecology herausgibt. Damit hat sich die Ökologie als eigenständiges, erkennbares Wissensgebiet der Biologie am Vorabend des Ersten Weltkrieges etabliert. Es ist nicht zu übersehen, dass die Ökologie in der ersten Phase ihrer Geschichte von der Botanik her formuliert wurde, die Zoologie sollte sich erst allmählich anschliessen.

DIE JAHRE ZWISCHEN DEN KRIEGEN

Die 20er und 30er Jahre unseres Jahrhunderts sind auch für die Ökologie entscheidend. Zunächst wird das Denken durch den Clement'schen Ansatz beherrscht. Danach ist die Lebensgemeinschaft verschiedener Arten ein Superorganismus, der sich analog zu den Gesetzen für die Individuen entwickelt. Entsprechend schafft Clements eine Vielzahl von Begriffen wie Präklimax, Proklimax, Subklimax, Disklimax etc., welche den Ablauf der Sukzession beschreiben und zu einem voraussagbaren Klimax führt. Das Konzept des Superorganismus bleibt nicht lange unwidersprochen. Bereits 1922 setzt Henry A. Gleason (1882-1975) sein individualistisches Konzept dagegen: nicht Sukzession und Klimax als Charakteristika eines Superorganismus sind wichtig, sondern die Gesetzmässigkeiten auf der Stufe der verschiedenen Arten, welche in einer Lebensgemeinschaft zusammen vorkommen mit ihrer eigenen Geschichte und Ausbreitung.

Die Tierökologie wird zunächst durch Charles Adams formuliert, der bereits 1913 seinen "Guide to the Study of Animal Ecology" veröffentlicht. Während der 20er Jahre schliesslich ist es kein Geringerer als der Zoologe Julian Huxley (1887-1975) in Oxford, der die Studenten dafür begeistern kann, eher Vögel zu beobachten als die Physiologie der Protozoen zu analysieren. Seine Anregung springt auf den jungen Charles Elton über. Dieser wird bald eingeladen an einer Expedition nach Spitzbergen teilzunehmen. Dort sind die Verhältnisse übersichtlicher und einfacher. Elton kommt 1925 mit dem Konzept der Nahrungskette zurück; eine Basis der Systemökologie ist geschaffen. Zur gleichen Zeit formulieren unabhängig voneinander Vito Volterra (1860-1940) in Italien und Alfred James Lotka (1880-1949) in den USA die ersten mathematischen Modelle der ökologischen Konkurrenz, welche allen Studenten der Ökologie in guter Erinnerung sein dürften. Lotka veröffentlicht 1925 sein Hauptwerk "Elements of Physical Biology" und setzt damit einen Meilenstein in der mathematischen Ökologie. Aus Schweizer Sicht ist anzumerken, dass der berühmte Mathematiker Daniel Bernoulli bereits schon 1760 (!) eine erste mathematische Analyse eines Wirt-Parasitensystems vorlegte, nämlich für die Pocken (Petite Variole) des Menschen, welche zu seiner Zeit in Paris grassierten. Die Arbeit ist aus heutiger Sicht erstaunlich kühn und enthält bereits Konzepte wie Immunisierung und Alters-abhängige Infektionsraten - Ansätze, die in der modernen Epidemiologie wiederzufinden sind. Von der quantitativen Seite her beeinflusst auch Ronald A. Fisher in den 20er Jahren die Ökologie in zunehmendem Masse. Seit seiner Berufung nach Rothamstead beginnt er die statistischen Grundlagen zur Analyse ökologischer Daten zu entwerfen. Der Trend zum Einbezug der Statistik wird so stark werden, dass später der Herausgeber des Journal of Animal Ecology sich darüber beklagt, dass seine Hauptarbeit in die Beurteilung der Statistik statt in die biologischen Aspekte gehen würde...

Mit dem Gedeihen der Tierökologie und ihrer zunehmenden Quantifizierung wird die Frage nach den Prozessen, welche eine bestimmte Populationsgrösse bestimmen, immer dringender. Tatsächlich war schon Elton nach seiner Rückkehr aus Spitzbergen auf dieses Problem gestossen, speziell die Frage: was hält das Wachstum von natürlichen Populationen in Grenzen? Er bezeichnet in seinem einflussreichen Buch "Animal Ecology and Evolution" die Frage nach der Populationsregulation als eines der zentralen Probleme in der Ökologie. Dies war offensichtlich nicht so einfach, wie einige damalige Biologen postulierten, nämlich, dass das Gleichgewicht der Natur automatisch zu einer Regulation führen muss. Schon die Existenz von auffälligen Bestandes-Fluktuationen und Zyklen, welche gerade bei Tier-Populationen des hohen Nordens so auffällig sind, liess sich nicht mit einer, wie auch imrner gearteten Gleichgewichtsidee vereinbaren. Fälle wie der Luchs-Hase Zyklus in Kanada oder die Bestandesschwankungen des Lemmings faszinierten die Ökologen jener Tage und tun es heute unvermindert weiter. Elton, wie andere seiner Kollegen, denkt in erster Linie an Ursachen wie Klima, Epidemien, Nahrungsknappheiten und Migration als treibende Prozesse für solche Schwankungen. Obwohl solche Zyklen auch bis heute nicht vollständig verstanden sind, so sind doch diese Hypothesen durch neuere Arbeiten gestützt worden.

Neue Impulse kommen schliesslich vom anderen Ende der Welt. Alexander J. Nicholson (1895-1969) und V.A. Bailey, Physik-Professor, in Australien entwickeln die Idee der dichte-abhängigen Regulation. Ein Prozess ist damit formuliert, der über eine entsprechende Rückkopplung tatsächlich zur Regulation und zur Einhaltung einer bestimmten Bestandesgrösse führen kann. Dagegen kommen H.G. Andrewartha und L.C. Birch, ebenfalls in Australien, zum Schluss, dass die Populationsgrösse vor allem durch die relativ kurzen Perioden günstiger Bedingungen, während der die Populationen wachsen können, bestimmt ist. Die Länge dieser Phasen wird vor allem durch das Wetter oder die Absenz von Räubern bestimmt. Auch Ausbreitung spielt eine Rolle. Wie so oft, sind diese Vorstellungen nicht nur vordergründig verschieden, sondern verraten tiefere Unterschiede im Verständnis der Wirkweise der Natur. Dieser Disput entfaltet sich auch auf dem Hintergrund der modernen Synthese, in der Genetik, Systematik, Paläontologie und Darwins Evolutionstheorie vereinheitlicht werden.

NEUE HORIZONTE

Mitte der 30er Jahre ist das Superorganismus-Konzept von Clements unbrauchbar geworden. Tansley ersetzt es 1934 durch die Idee des Ökosystems. Damit ist eine umfassende Betrachtung der organismischen und abiotischen Faktoren in der Ökologie geschaffen. 1943 führen Fisher und Williams die ersten Arbeiten durch, in denen Indizes für die Artendiversität gebraucht werden. Auf Betreiben von Hutchinson erscheint schliesslich 1942 posthum die Arbeit von Raymond Lindeman (1915-1942), worin auf der Grundlage des Ökosystem-Konzepts die Gliederung eines Systems anhand der Energie-Flüsse durch verschiedene trophische Stufen aufgezeigt wird. Die verschiedenen Domänen der Ökologie sind Ende der 40er Jahre klarer als je zuvor umrissen: Populationsbiologie, Lebensgemeinschaften und Ökosystemforschung. Schon bald ist klar, dass sich diese Teilgebiete, die eher organismisch ausgerichtete Populations-Ökologie einerseits und die Ökosystemforschung andererseits, in rasantem Tempo auseinander entwickeln würden.

Die 50er Jahre sind geprägt von der zunhemenden Distanz dieser Bereiche. 1955 bringt C.B.Williams sein Buch "Patterns in the Balance of Nature" heraus, das erste Werk über die eigentliche Systemökologie. Auch der trophisch-dynamische Aspekt im Sinne Lindemans findet zunehmend Anhänger, zum Beispiel in den Brüdern Odum. Eugene P. Odum bringt 1953 seinen Klassiker "Fundamentals of Ecology" heraus, dessen überarbeitete Versionen auch heute noch als Standardwerk in den Hörsälen zu finden ist. Howard T. Odum verfeinert die Energieflux-Diagramme zu immer grösseren und komplexeren Gebilden. Die Systemökologie wird zum Kerngebiet der "neuen" Ökologie erklärt. Natürlich bleibt eine weitere Unterteilung nicht aus und der verwirrenden Begriffe sind Legion: Systemökologie, Ökosystem-Analyse, Ökosystem-Ökologie, Systemanalyse usw. Auf diesem Hintergrund wird auch das berühmte Experiment im Hubbard Brook zu Ende der 50er und Anfang der 60er Jahre realisiert. Es ist das bis anhin ehrgeizigste ökologische Projekt überhaupt, vergleichbar nur etwa dem Manhattan-Projekt der Kernphysik. Im Hubbard Brook werden grossflächige Experimente durchgeführt, Stoffflüsse gemessen und die Funktionsweise eines ganzen Öko-

systems analysiert. Während der ersten 18 Jahre sind 150 Leute beschäftigt. Eine ähnliche Rolle wird in Europa durch das Soling Projekt unter Ellenberg wahrgenommen. Eine wichtige Komponente dieser Versuche ist die Langzeit-Studie. Konsequenterweise wurde Hubbard Brook als Biosphären-Reservat der UNESCO ausgeschieden und als Long Term Research Site auch von der US-Regierung anerkannt. Ein Zeichen in der Zeit kurzlebiger Mittel und wankelmütiger politischer Entscheide.

Parallel zu den Entwicklungen in der Ökosystemforschung verläuft die Entfaltung der Populationsbiologie. Der Anstoss geht wiederum zurück auf Darwins ursprüngliche Betrachtung, nämlich der ökologischen Inkompatibilität zwischen Arten-das Problem der "Nische" ist entstanden. Die ersten Überlegungen dazu gehen allerdings schon auf Joseph Grinnell (1878-1939) zurück, der 1913 auf Grund seiner Studien an Vögeln in Kalifornien den Begriff prägte. Für Grinnell ist die Nische gegeben durch die Vegetation und wird von einer Art besetzt. Bei Elton ist sie bestimmt durch das, was ein Tier tut. Beide Autoren sehen aber in der Nische ein Refugium für eine Art in einer Lebensgemeinschaft, die sozusagen präformiert existiert. Ganz anders definiert in den 50er Jahren G. Evelyn Hutchinson (geb. 1903) die Nische, nämlich anhand der Fitness-Konsequenzen für die Individuen. Die Nische ist damit nicht mehr präformiert, sondern ergibt sich durch die biologischen Eigenschaften der betreffenden Art.

Die Kehrseite der Nische ist die Konkurrenz zwischen verschiedenen Arten in einer Lebensgemeinschaft Georgii F. Gause (1910-1986) in Russland führte in den 30er Jahren Laborexperimente zu diesem Problem durch. Seine Kulturen des Pantoffeltierchens *Paramaecium* demonstrierten die prinzipielle Wirksamkeit des Ausschlusses von Arten durch gegenseitige Konkurrenz. Er formuliert sein Ausschluss-Prinzip. Damit ist zum ersten Mal eine ökologische Hypothese aufgestellt, welche die Struktur ganzer Lebensgemeinschaften erklären kann. Auch aus der evolutiv-genetischen Richtung kommt die Konkurrenzidee in die Diskussion: J.B.S. Haldane formuliert das Konkurrenzprinzip 1942 im Rahmen seiner Selektionstheorie und Ernst Mayr (geb. 1904) wird es bei der Diskussion der Artbildung verwenden.

Eine andere Dimension der Ökologie wird durch David Lack (1910-1973) und anderen eröffnet: die Frage nach den "Entscheidungen", welche Individuen in ihrer Umwelt treffen müssen. Dies wird vor allem beim Problem der Gelegegrösse bei Vögeln deutlich. Lack demonstriert, dass Vögel weniger Eier legen als sie eigentlich könnten. Diese "Zurückhaltung" erhöht die Chancen des Eltern in die nächste Brutsaison zu überleben. Ein wichtiger Zweig der Ökologie wird sich aus solchen Überlegungen entwicklen: die "Life history"- Theorie.

KONZEPTIONELLE PRÄZISIERUNGEN

Die Frage nach der Populationsregulation kommt in unerwarteter Wiese wieder auf die Agenda. Erinnern wir uns: in der Sicht von Nicholson-Bailey sind die dichteabhängigen Prozesse zentral. In der Sicht von Andrewartha-Birch sind es die günstigen Perioden des Wachstums, welche die Populationsgrösse regulieren. In der letzteren Sicht spielt die evolutive Anpassung der Arten an dichte-abhängige Faktoren eine geringe Rolle, abiotische Faktoren sind dominant. Da publiziert 1962 V.C. Wynne-

Edwards sein Buch "Animal Dispersion in Relation to Social Behaviour". Darin stellt er folgende Hypothese auf: viele Sozialverhalten, wie Ausbreitung oder Territorienbildung, haben nur zu dem Zweck evoluiert um die Populationsgrösse zu regulieren. Gibt es zuviele Individuen werden also einige abwandern und so verhindern, dass die Population ihre Ressourcen übernutzt. Dies ist eine neue und fundamental verschiedene Idee zur Populationsregulation, was die Gemüter entsprechend erhitzt. Lack wird 1965 in seiner Inaugurationsrede als Präsident der British Ecological Society lapidar feststellen, dass es offenbar einen tiefen Dissens über die Rolle der Evolution in der Ökologie gibt. Der springende Punkt ist, ob die Individuen oder die Populationen als Einheiten der Evolution funktionieren und die ökologischen Prozesse demzufolge in grundsätzlich verschiedener Weise zu gestalten vermögen. Zum Beispiel ist die Dynamik einer Population, bei der Individuen im Sinne Wynne-Edwards "freiwillig" abwandern, genau reguliert und ihr langfristiger Bestand gesichert. Ihre Zurückhaltung wird in Interaktionen mit anderen Arten eine stabilere und diversere Gemeinschaft erlauben als im Falle der individualistisch "handelnden" Organismen. Während der kommenden 10-20 Jahre werden die Arbeiten von William HAMILTON (1964), George WILLIAMS (1966) oder Robert MACARTHUR & Edward O. WILSON (1967) aber den Disput zugunsten der individuellen Seite entscheiden.

Die 60er Jahre sehen auch das IBP (International Biological Programme) (1965-1973). Es ist stark auf die Ökosystem-Seite ausgerichtet. Man versucht die trophisch-dynamischen Strukturen natürlicher Ökosysteme zu verstehen. Die Ansprüche sind laut den Projektentwürfen gewaltig und es wird versprochen, die Probleme in folgenden Bereichen zu lösen: Management von Wäldern, Fischerei, Wasserversorgung, sowie die Grundlagen für die Errichtung neuer Bevölkerungs-Zentren zu liefern. Und dies alles in 5 Jahren! Natürlich bleibt es Illusion. Die Bedeutung des IBP liegt aber darin, dass es, nebst dem parallel laufenden Hubbard Brook, Ökologie als "Big science" betreibt. Nicht überall stösst dies natürlich auf Gegenliebe. So äusserte sich der einflussreiche Entwicklungsbiologe C.H. Waddington im Vorfeld des IBP und im Hinblick auf die Dimensionen des Projekts: "Alles was grösser ist als *E.coli* dient nur dazu, die biologischen Problemstellungen zu verwirren...". Als Ganzes war das IBP wohl ein Erfolg, doch mit einigen Wermutstropfen. Insbesondere hat es nicht zum durchschlagenden Verständnis von Ökosystemen geführt, das man sich ja erhofft hatte.

In den 60er Jahren ragt in der Ökologie eine Gestalt heraus: Robert H. MacArthur (1930-1972). Aufbauend auf den Vorgaben von Charles Elton ("The Ecology of Invasions by Animals and Plants", 1958) und Hutchinson wird ein wichtiges Gebiet der Ökologie, die Lebensgemeinschafts-Ökologie (Commmunity Ecology) tiefgreifend neu gestaltet Obwohl MacArthurs' Welt im wesentlichen eine Gleichgewichtswelt ist, so ist dennoch seine Bedeutung auf die nachfolgenden Ökologen-Generationen kaum zu unterschätzen. Zusammen mit E.O. Wilson entwirft er das grosse Szenario der r-K Einteilung von Arten (1967). Damit wird auch die Evolution wieder mit der Ökologie verknüpft. Obwohl wir heute wissen, dass dieses Konzept so nicht stimmt, hat es doch zahllose Leute beflügelt. Im gleichen Schlüsselwerk (MacArthur & Wilson "The Theory of Island Biogeography", 1967) entwickelt MacArthur auch seine Ideen über die Dynamik der Kolonisation von Inseln durch verschiedene Arten. Ein

Konzept, das heute vielfältige Anwendungen, etwa im Naturschutz, findet. In seinem letzten Klassiker "Geographical Ecology", kurz vor seinem Tode 1972 vollendet, entwirft MacArthur das grosse Bild von Lebensgemeinschaften und deren Strukturierung durch Konkurrenzprozesse.

Es liegt auf der Hand, dass eine bestimmte Nischenbreite und die Wirkung der Konkurrenz von der Nutzung der Ressourcen durch die Individuen einer Art abhängt. MacArthur & Pianka (1966) stellen konsequenterweise Überlegungen zur effizienten Nutzung einer heterogenen Umwelt durch einen Räuber an. Als neue Idee werden die Entscheidungen des Räubers in ihrer Konsequenz auf die Fitness des individuellen Räubers analysiert. Räuber sollen sich so verhalten, dass mit möglichst geringem Aufwand das bestmöglichste Resultat erzielt werden kann. Dies ist so einfach wie einleuchtend, doch neu ist, dass die Ökologie sich damit nach den Regeln ökonomischen Handelns verstehen lässt, sofern es gelingt die "Währung" dieser Ökonomie zu definieren. Damit ist, nebst den Arbeiten von Cole und Lack über Life-history Probleme, eines der Fundamente der modernen Verhaltensökologie und Evolutiven Ökologie gelegt. In einem gewissen Sinne ist MacArthur ein, wenn auch nur vorläufiger, Vollender der Entwicklung der Ökologie, speziell der organismischen, ausgehend von Darwin, Grinell, Gause, Elton oder Hutchinson. Nie vorher, noch nachher, war das Gebiet derart geschlossen in seinen Konzepten. In der Schweiz wird diese Periode etwa durch Burla in Zürich und Tschumi in Bern hervorragend vertreten.

DIE ÖKOLOGISCHE WASSERSCHEIDE

Der Wechsel von den 60er zu den 70er Jahren ist eine Art Wasserscheide. Die Weiterführung der Ideen von MacArthur führt auch zur Behavioural Ecology, Evolutiven Ökologie und in einem gewissen Sinne schiesslich zur Naturschutz-Biologie. Neue Fragen treten hervor oder werden wieder aktuell: welchen Vorteil bietet die Produktion von Söhnen statt Töchtern, wieso rotten Räuber ihre Beute nicht aus, welche Faktoren bestimmen den Reproduktionserfolg, wie wird Migration und Ausbreitung beeinflusst, welche Balance zwischen Reproduktion und Überleben ist die beste, welche Rolle spielen eigentlich die Parasiten, wie müssen Areale vernetzt werden um eine diverse Lebensgemeinschaft zu erhalten, und so weiter? Auch neue Erkenntnisse aus der Theorie sind zu erwähnen: Robert May zerstört 1973 (in "Stability and Complexity in Model Ecosystems") den alten Mythos, dass komplexere Ökosysteme stets stabiler sein müssten. Damit ist eine Diskussion neu entfacht, die durch Elton und Hutchinson in den 50er Jahren dahingehend beantwortet wurde, dass die ungeheure Vielfalt der Arten vorhanden ist, weil die entsprechenden Ökosysteme stabiler sind und damit länger existieren. Obwohl dieser Aspekt nach den Diskussionen der 60er und 70er Jahre über die Rolle verschiedener Einheiten der Evolution nicht mehr überzeugt, ist die Diskussion, in welcher Weise Diversität zur Stabilität beitrage, auch heute keineswegs abgeschlossen. 1974 erkennt May, dass schon sehr einfache, biologisch sinnvolle Formeln, welche das Wachstum von Populationen beschreiben, zu einer sehr komplexen Dynamik führen können und unter anderem deterministisches Chaos erzeugen. Die Voraussagbarkeit ökologischer Vorgänge ist damit prinzipiell in Zweifel

gezogen. Noch wird dies aber in der Ökologie kaum beachtet und wohl erst die letzten Jahre haben dieser Problematik neuen Auftrieb verschafft.

Der Beginn der 70er Jahre wird jedoch auch von Ereignissen erschüttert, die ausserhalb der eigentlichen Ökologie liegen. 1967 ereignet sich das "Torrey Canon" Unglück auf den Scilly Isles vor Cornwall. Die Havarie des Öltankers verseucht die Küste und demonstriert dessen zerstörerische Wirkung auf ganze Ökosysteme. 1972 erfolgt der Bericht des Club of Rome über die Grenzen des Wachstums. Auch der "Blueprint for Survival" im gleichen Jahr macht Furore. 1973 zeigt der Yom-Kippur Krieg und die Ölkrise die Anfälligkeit der modernen Gesellschaft gegenüber der Verknappung ihrer Ressourcen auf. Man spricht von einer ökologischen Revolution, immerhin nicht von einer Revolution der Ökologie, hat diese als Wissensgebiet doch schon revolutionärere Abschnitte erlebt. Neu ist jedoch, dass die breite Öffenlichkeit ihre Abhängigkeit von den natürlichen Lebensgrundlagen zu realisieren beginnt. Diese Begrenzungen dringen ins öffentliche Bewusstsein und finden langsam in der Politik Eingang. Der Einfluss des politischen Meinungsumschwungs auf die eigentliche biologische Ökologie ist zunächst gering. Dies wohl deshalb, weil sie sich ja mit denselben Problemen schon während vielen Jahrzehnten beschäftigt hat und die entsprechende Erkenntnis keineswegs neu ist; man denke nur an die Diskussion der Populationsregulation aus den 30er Jahren. Die Ökologie kann sich aber diesem Zugriff zunehmend weniger entziehen. Er eröffnet ihr neue Chancen, aber die Verstrickung mit der Tagespolitik wird keineswegs immer glücklich sein und führt auch zur Erosion der grundlegenden Anliegen der Ökologie, welche nicht mit raschen Antworten kompatibel sind.

Wo stehen wir heute? Die Ökologie als Gebiet ist in etwa — und nicht ganz zufällig — gleich alt wie die Schweizerische Zoologische Gesellschaft, deren Zentenarium wir dieses Jahr feiern. Wir blicken zurück auf eine gut 100 jährige Entfaltung ökologischen Denkens. Es ist nicht ausgeblieben, dass sich unterschiedliche Auffassungen konkretisiert haben. Zu nennen wäre insbesondere die Dichotomie von holistischem vs. reduktionistischem Ansatz. Im holistischen Denken ist das Ökosystem der Ausgansgpunkt, die Funktionsweise geht von oben nach unten. Im reduktionistischen Ansatz stehen die Populationen und die darin befindlichen Individuen im Vordergrund. Eine Synthese beider Standpunkte ist bis heute nicht erreicht, ja es scheint, dass der Graben eher tiefer geworden ist. Auch ist das Meiste, was heute in der Ökologie angewandt wird, methodisch schon vor 100 Jahren möglich gewesen, beispielsweise das Fangen, Markieren und Zählen von Nagern oder Insekten. Neu sind jedoch die heute zur Verfügung stehende Rechenleistungen moderner Computer. Jeder Ökologe kann heute im Prinzip ein Programm für seinen PC schreiben und komplexe Probleme abarbeiten. Zusammen mit den fraktalen und chaotischen Eigenschaften ökologischer Beziehungen ist die numerische Ökologie, wie ich sie bezeichnen möchte, ein eminent wichtiger Bereich, der jedoch erst in seinen Anfängen steckt. Zum zweiten ist zu erwähnen, dass nebst den seit 20-30 Jahren bekannten und genutzten Techniken der Isoenzym-Elektrophorese, neue Methoden aus der Molekularbiologie rasch in die Ökologie eindringen werden, zB. RAPD's, RFLP's, oder Microsatellites. Eine weitere technologische Revolution bahnt sich damit an. Es wird möglich werden, nicht nur historische Effekte und deren ökologische Wirkung aufzuklären, sondern auch die

Gliederung von Populationen und deren Dynamik in völlig neuartiger Weise zu erforschen. Die ketzerische Frage ist gestellt, ob ökologische Muster wirklich durch die Prozesse an Ort und Stelle bestimmt werden oder ob es vielmehr grossräumige Prozesse auf regionaler Stufe sind, die ins Gewicht fallen. Diese Makro-Ökologie wird in naher Zukunft zu einer bedeutenden Erweiterung klassischen Denkens führen.

Nicht zu übersehen ist, dass Ökologie oft als "soft science", bestehend aus schönen Geschichten und Käfersammeln, angesehen wird. Dies weist auf ein tiefes Problem hin: Es fällt ausserordentlich schwer, auf den Organisationstufen der biologischen Erscheinungen, welche die Ökologie untersucht, also den Populationen, Lebensgemeinschaften und Ökosystemen, generelle Aussagen zu machen. Stets haben Ökologen versucht, generelle Gesetze zu finden. So postulierte Raymond Pearl das logistisches Wachstum als generelles Gesetz der Populationsdynamik. Elton sah in der Migration den generellen, regulierenden Prozess. Lindeman betrachtete die trophischen Verhältnisse als die Grundlage der Organisation von Ökosystemen. Dagegen postulierte MacArthur, dass die Konkurrenz der eigentlichen Faktor sei. Keine dieser Vorgaben hat sich als das generelle Erklärungsmodell behaupten können. Auf diesem Hintergrund sind übrigens auch scheinbar akademische Fragen zu verstehen: subtile Unterschiede in den konzeptionellen Auffassungen sind relevant, weil sie eine andere Sicht der Welt reflektieren und über die Wirkweise natürlicher Prozesse andere Voraussagen machen.

Die Arbeiten von May in der Biologie oder von Lorenz in der Meteorologie haben gezeigt, dass es Grenzen der Voraussagbarkeit für Phänomene ökologischer Grössenordnung gibt. Diese Grenzen sind immanent, sie entstehen durch die nichtlineare Natur der Welt. Die Ökologie musste erkennen, dass gewisse Probleme prinzipiell nicht besser analysiert werden können. Die Suche nach dem Heiligen Gral, in Form der auch von der Politik verlangten, klaren Voraussagbarkeit, ist deshalb müssig, weil es ihn vermutlich nicht gibt. Die Phänomene der Ökologie, insbesondere auf den höheren Integrationsstufen interagierender Populationen und Ökosysteme, sind viel eher mit denjenigen der Meteorologie und Athmosphärenphysik zu vergleichen. Es steht deshalb zu erwarten, dass auch nur der entsprechende technische Aufwand, wie er in diesen Gebieten üblich und unbestritten ist, zu einem tieferen Verständnis und der besseren Erfassung ökologischer Phänomene führen wird. Die biologischen Probleme bleiben trotzdem interessant genug. Es gibt trotz dieser Erkenntnisse auch keine Alternative zur Ökologie als biologischer Wissenschaft — und: sie hat vielleicht eben erst richtig begonnen.

LITERATUR

HAMILTON, W. 1964. The genetical evolution of social behavior. *J. theor. Biol.* 7 : 1-52.

KREBS, C.J. 1985. Ecology. *Harper Collins, New York*, 800 pp.

MACARTHUR, R.H. & PIANKA. 1966. On the optimal use of a patchy environment. *Am. Nat.* 100 : 603-609.

MACARTHUR, R.H. & E.O. WILSON. 1967. The theory of island biogeography. *Princeton University Press.*

WILLIAMS, G. 1966. Adaptation and natural selection. *Princeton University Press.*